Pedobiologia, Bd. 17, S. 400—417 (1977)

Laboratoire de biologie végétale-écologie Mont-Saint-Aignan,
Faculté des Sciences et des Techniques de Rouen,
Institut Universitaire de technologie Angers, et la Station de recherches
sur la faune du sol, I.N.R.A., Dijon

Essai d'estimation de l'influence écologique des lombriciens sur les microorganismes

M. LOQUET, T. BHATNAGAR, M. B. BOUCHÉ, et J. ROUELLE

Avec 4 figures

(Accepté: 20. 1. 1977)

1. Introduction

L'objectif de cette étude a été d'essayer d'appréhender les différents aspects de l'influence des lombriciens sur le milieu. On sait que les lombriciens brassent une masse de terre variant entre 50 et 1000 t/ha/an (poids sec) en mélangeant intimement microorganismes, particules minérales et substrats organiques. Ces animaux créent également des structures pédologiques (galeries et turricules) qui placent les microorganismes dans des conditions topographiques particulières modifiant l'influence des facteurs climatiques. A plus d'un égard on peut considérer les vers de terre comme jouant dans le sol, vis-à-vis des microorganismes un rôle d'agitateurs et d'incubateurs. En outre, ils ont une influence complexe résultant de leur métabolisme (assimilation sélective d'éléments; synthèse et émission d'excrétats: enzymes, mucus, urine, etc.; production de tissus morts; BOUCHÉ 1975a).

D'assez nombreux travaux ont été consacrés à l'action des lombriciens sur les microorganismes (ATLAVINYTÉ et al. 1971, 1971a; BASSALIK 1913; BRÜSEWITZ 1959; COUCKE 1964; DAWSON 1948; DAY 1950; DOMSCH et al. 1972; GHABBOUR et al. 1967; HEYMANS 1923; HUTCHINSON et al. 1956; JEANSON 1963; KHAMBATA et al. 1957; KOLLMANSPERGER 1952, 1956; KOZLOVSKAJA et al. 1961, 1966, 1969, 1971; LOQUET 1973, 1974; PARLE 1963, 1963a; PONOMAREVA 1962; RUSCHMAN 1953, 1953a; SCHULTZ et al. 1956; STÖCKLI 1928; SWABY 1950; WENT 1963; ZRAŽEVSKIJ 1957, etc.). Rien toutefois n'est connu des colonies microbiennes associées aux galeries des lombriciens (= drilosphère), dans un contexte naturel, malgré l'importance du réseau de terriers créé par ces animaux.

Par ailleurs, ces travaux souffrent d'insuffisances méthodologiques: — si les études sont effectuées au terrain, il est rare de connaître simultanément les conditions pédologiques, zoologiques et microbiologiques — si les recherches sont conduites au laboratoire, elles ne tiennent généralement pas compte de la complexité des interférences microorganismes-lombriciens, et très fréquemment elles négligent l'aspect structural et mécanique de l'activité lombricienne, aspect pourtant essentiel. Le système d'interactions naturelles lombriciens-microorganismes-sol ne pouvant être reconstitué au laboratoire, nous avons choisi de réaliser une étude globale au terrain, décrivant la situation microbiologique par rapport aux structures pédologiques créées par des lombriciens (= turricules et galeries) appartenant à une faune connue.

2. Matériel et méthodes

2.1. Station de recherche

Les recherches ont été effectuées sur une prairie permanente datant au moins de 1840, située au Monastère de Cîteaux (30 km au sud de Dijon). Le sol est presque neutre, lessivé, de texture fine (90% de limons). La végétation est un Lolio-cynosuretum.

Les vers de terre représentent environ 300 kg/ha en poids sec et sont répartis en douze espèces dont les principales sont *Nicodrilus longus* (UDE) et *Nicodrilus nocturnus* var. *cistercianus* BOUCHÉ, formes anéciques (BOUCHÉ 1972). Leur activité est importante de septembre à novembre, modérée jusqu'en mars faible ou nulle à partir d'avril (BOUCHÉ 1975c). Dans cette prairie, les lombriciens creusent des galeries jusqu'à un mètre de profondeur environ (pour plus de détails voir BOUCHÉ 1975b).

2.2. Expérience sur le terrain: échantillonnage

L'échantillonnage a été effectué aux dates suivantes: 31 novembre 1973, 17 janvier 1974, 15 mars 1974, 10 mai 1974, 15 juin 1974.

L'échantillonnage est conçu en relation avec une étude micro-pédologique décrivant les structures (galeries et turricules), ce qui permet de reporter au terrain les caractéristiques microbiologiques observées et probablement de décrire la dynamique du renouvellement de ce système.

La veille de chaque date, une fosse de 1,20 m de large et 1,40 m de profondeur a été creusée et protégée des intempéries (pluie et neige) par une tente. La lendemain, avant d'effectuer le premier prélèvement, la coupe a été rafraîchie verticalement en retirant une tranche de sol de 30 cm d'épaisseur afin d'éviter d'échantillonner dans une zone microbiotiquement perturbée. Nous avons distingué 6 strates:

(1) Turricules [il s'agit d'une strate discontinue transitoire, en continuel renouvellement, venant se placer au-dessus des horizons classiques — abréviation: Tur]; (2) strate 0—6 cm [0—6]; (3) strate 6—20 cm [6—20]; (4) strate 20—40 cm [20—40]; (5) strate 40—60 cm [40—60]; (6) strate 60—100 cm [60—100].

Pratiquement les galeries de Lumbricidae n'atteignent que 100 cm de profondeur.

Dans chacune de ces strates ont été distingués:

la drilosphère: pourtour des galeries modifié par l'activité lombricienne,

le sol-témoin: sol non drilosphérique, c'est-à-dire ne comportant apparemment pas de galeries.

Cette distinction se trouve sans objet pour les turricules et s'est avérée impossible à effectuer dans la strate 0—6 à cause de l'intrication des racines. A l'aide de gouges stériles, une couronne de sol de 2 mm d'épaisseur est prélevée autour des galeries mises successivement à jour. De sol est considéré conventionnellement comme représentatif de la drilosphère. Dans chacune des 4 strates, 600 sous-prélevats (= contenu d'une gouge) ont été effectués, puis mélangés pour obtenir un prélevat moyen de drilosphère.

Un prélevat de sol-témoin a été également constitué pour chaque strate à l'aide d'un couteau stérile.

La distinction entre sol-témoin et drilosphère n'a pu être réalisée qu'aux deux premières dates 31/11/73 et 17/1/74). Aux troix autres dates un seul échantillon moyen par strate a été prélevé.

2.3. Climat

Les conditions d'humidité, aux différentes époques de prélèvement, sont reportées, strate par strate, sur la fig. 1.

2.4. Numération des germes

Le dénombrement des microorganismes des groupements fonctionnels intervenant dans les cycles du carbone et de l'azote a été réalisé par les techniques de suspension-dilutions de sol servant à ensemencer des milieux de cultures électifs (POCHON et TARDIEUX 1962). Pour la numération des fixateurs d'azote, on a utilisé comme indicateur respectivement la réduction acétylène-éthylène en aérobiose et le changement de couleur de la phénosafranine en anaérobiose (BALANDREAU et al. 1973). Les calculs du nombre de germes par gramme de sol sont effectués à l'aide des tables statistiques de MACCRADY (POCHON et TARDIEUX 1962).

Tableau 1. Données métérologiques

Facteurs climatiques	31/11/73	17/1/74	15/3/74	10/5/74	15/6/74
Température (°C) atmosphérique diurne	0 à 4	1 à 8	5 à 8	7 à 17	10 à 24
Température du sol à 6 cm de profondeur	4	5			
Température du sol à 70 cm de profondeur	10	13			
Précipitations	neige	pluie la veille			

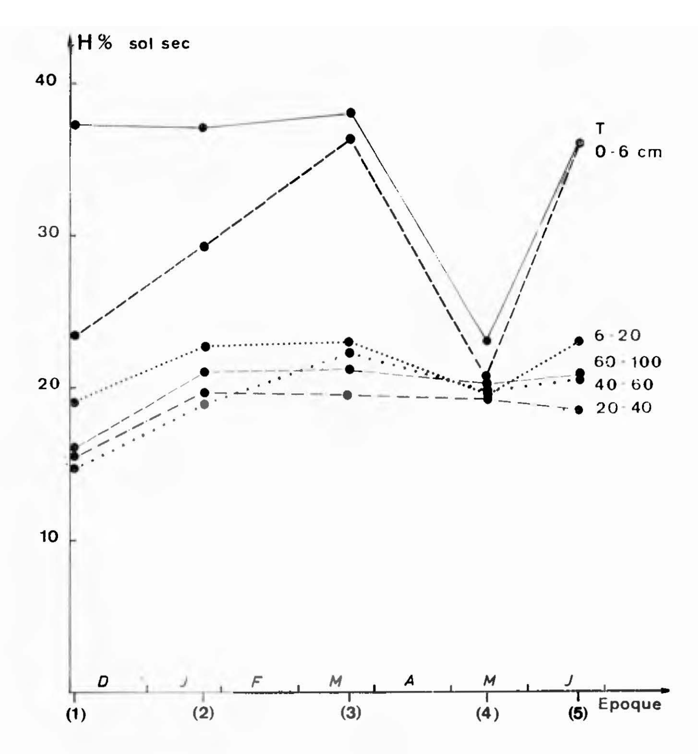


Fig. 1. Courbes d'humidité en fonction de l'époque de l'année et de la profondeur des prélèvements prairie de Cîteaux).

Les groupes microbiens liés au cycle du carbone, à la dénitrification et à la nitrification ont été évalués pour les diverses strates et dates notamment pour étudier les variations verticales; les variations saisonnières ne peuvent être interprétées dans l'état actuel des résultats.

2.5. Enzymologie

L'analyse des peuplements bactériens du cycle du carbone a été complétée à certaines dates (mars 74; mai 74; juin 74) par l'étude des activités saccharasique, amylolytique, cellulolytique évaluées selon les méthodes classiques décrites in BAUZON (1969); les résultats d'enzymologie sont exprimés en milligrammes de sucres réducteurs par gramme de sol sec et par 24 heures. On mentionne par ailleurs l'indice d'activité saccharasique (BAUZON et al. 1968) qui trouverait sa justification théorique dans le fait que la vie microbienne du sol serait étroitement dépendante de la matière organique considérée comme source énergétique (BAUZON et al. 1969). Les produits utilisés pour ces analyses sont l'amidon soluble et la cellulose microcristalline des Etablissements Merck.

2.6. Méthode d'interprétation

Nous nous sommes attachés, dans la présente publication à décrire de façon statique les peuplements microbiens des structures pédologiques à différentes dates. L'évolution dynamique de ce système et les conséquences fonctionnelles de l'activité du couple lombriciens-microorganismes ne pourront être établies qu'après une description de la dynamique des peuplements de lombriciens et de microorganismes d'une part et des structures pédo-lombriciennes d'autre part. Celles-ci sont en cours et font appel à des niveaux d'interprétation (BOUCHÉ 1975b) et à des modèles à objectifs spécialisés (BOUCHÉ et KRETZSCHMAR 1976). L'appréciation de l'importance fonctionnelle relative du système lombriciens-microorganismes ne peut se faire que dans la description du fonctionnement de l'écosystème total, ce qui est possible également notamment grâce un modèle du système prairial (GOUNOT et BOUCHÉ 1974). Tous ces éléments ne sont pas encore disponibles et nous nous limitons donc ici à la description et à la comparaison des 6 strates décrites au paragraphe 2.2. Il y a lieu de préciser que le «sol-témoin» est pro parte issu de drilosphère et de galeries qui se sont comblées.

Tableau 2. Evaluation du volume (en l) et de la surface (en m²) de la drilosphère dans les différentes strates, rapportée à 1 m² de surface au sol

Strates		Volume des galeries	Surface développée de la drilosphère	Volume de la drilosphère (Vd)	Volume du sol-témoin (Vs)	Vd/Vs
a	6— 20	1,25	1,24	2,48	136,27	0,018
b	20— 40	2,12	2,10	4,20	193,68	0,021
c	40— 60	1,26	1,06	2,12	196,62	0,010
d	60—100	0,69	0,72	1,44	397,87	0,004
Valeur globale		5,32	5,12	10,24	924,44	

Grâce aux travaux de KRETZSCHMAR (en prép.), on sait que la surface des galeries échantillonnée (c'est-à-dire celles d'un diamètre > 1,5 mm) est de 5,12 m² par mètre carré de surface de sol et que ces galeries se distribuent de façon hétérogène, les diverses strates n'ayant pas la même densité de terriers (tableau 2).

Le nombre de germes a donc été rapporté pour chaque strate selon la formule $d \cdot Vd \cdot D$ pour la drilosphère et $d\,[V - (Vg + Vd)]\,S$ pour le sol-témoin, formules dans lesquelles:

- d représente la densité du sol considéré
- V le volume de la strate considérée
- Vd le volume de la drilosphère de la strate
- Vg le volume des galeries
- D et S le nombre de germes par gramme de sol sec respectivement dans la drilosphère et dans le sol-témoin.

Pour traduire l'importance relative de la drilosphère deux rapports ont été adoptés: le rapport drilosphérique pondéral et le rapport drilosphérique au champ.

— Rapport drilosphérique pondéral: *Rdp*
Ce rapport est l'analogue du rapport rhizosphérique; il exprime le nombre de germes (par gramme de terre sèche) de la drilosphère rapporté à celui du sol-témoin.

— Rapport drilosphérique au champ: *Rdc*
C'est le rapport du nombre de germes de la drilosphère à celui des germes non-drilosphériques par unité de volume de sol au champ.

Ce rapport est ainsi formulé:

$$Rdc = \frac{d\, Vd\, D}{d\,[V - (Vg + Vd)]\,S}$$

Les densités du sol drilosphérique et du sol-témoin étant très probablement peu différentes entre elles, ce rapport peut se traduire par:

$$Rdc = \frac{D}{S} \times \frac{Vd}{V - (Vg + Vd)}$$

$$= Rdp \times \frac{\text{Volume drilosphère}}{\text{Volume du sol-témoin}}$$

Le rapport *Rdc* a été établi pour chaque strate. Pour l'ensemble du profil considéré (6 cm à 100 cm = 94 cm), le rapport *Rdc* total (Rdc^t) est la somme des rapports drilosphériques de chaque strate, pondérés par l'importance relative de ces strates dans le profil.

$$Rdc^t = \frac{Rdc^a \times 14}{94} + \frac{Rdc^b \times 20}{94} + \frac{Rdc^c \times 20}{94} + \frac{Rdc^d \times 40}{94}$$

Le rapport pondéral permettra des comparaisons avec la littérature ayant trait à la rhizosphère, le rapport *Rdc* donnant une appréciation des phénomènes au champ.

Afin de rendre compte de la répartition relative des différents groupes fonctionnels de micro-organismes dans la drilosphère, un pourcentage drilosphérique au champ (% *dc*) a été calculé pour chaque strate:

$$\%\, dc = \frac{\text{Nombre de bactéries dans la drilosphère} \times 100}{\text{Nombre total de bactéries dans la strate}}$$

Tableau 3. Etude de la variation en profondeur des populations bactériennes (cycle du Carbone — Dénitrification — Nitrification) dans le profil de sol prairial étudié. Place des turricules de Lombriciens dans cette variation

Sol Strate	Dates	Numération de germes Nombre/g/sol sec						
		Cellulolytiques aérobies	Cellulolytiques anaérobie	Hémicellulolytiques	Amylolytiques	Dénitrifiants	Germes nitreux	Germes nitriques
Tur.	(1)	$1,5\times10^{5}$	$1,8\times10^{5}$	$2,4\times10^{3}$	$1,2\times10^{7}$	$1,5\times10^{6}$	$7,2\times10^{4}$	$7,2\times10^{3}$
	(2)	$2,4\times10^{5}$	$1,8\times10^{5}$	$2,4\times10^{3}$	$3,2\times10^{7}$	$2,5\times10^{6}$	$7,9\times10^{3}$	$4\ \times10^{3}$
	(3)	$1,2\times10^{4}$	$9,5\times10^{4}$	$1,2\times10^{6}$	$7,3\times10^{6}$	$1,2\times10^{6}$	$4,4\times10^{3}$	$2,1\times10^{3}$
	(4)	$2,6\times10^{2}$	$1,9\times10^{5}$	$2\ \times10^{5}$	$3,2\times10^{6}$	$1,2\times10^{7}$	$6,5\times10^{3}$	32
	(5)	$4\ \times10^{3}$	$7\ \times10^{2}$	$1,5\times10^{5}$	$2,3\times10^{5}$	$3,1\times10^{5}$	390	78
	$\bar{x}$	$8,1\times10^{4}$	$2,6\times10^{5}$	$3,1\times10^{5}$	$1,1\times10^{7}$	$3,5\times10^{6}$	$1,8\times10^{4}$	$2,6\times10^{3}$
0—6	(1)	$2\ \times10^{4}$	$5,9\times10^{5}$	$1,25\times10^{2}$	$5,9\times10^{6}$	$3,3\times10^{6}$	$3,3\times10^{4}$	$5,9\times10^{2}$
	(2)	$2,1\times10^{4}$	$4,2\times10^{5}$	$2,8\times10^{2}$	$1,3\times10^{7}$	$1,3\times10^{8}$	$1,8\times10^{4}$	$1,8\times10^{3}$
	(3)	$7\ \times10^{3}$	$1,5\times10^{5}$	$3\ \times10^{4}$	$7\ \times10^{6}$	$1\ \times10^{5}$	$3,9\times10^{3}$	$1,2\times10^{3}$
	(4)	$9,25\times10^{2}$	$1,4\times10^{5}$	$2,4\times10^{4}$	$1,2\times10^{6}$	$1,8\times10^{6}$	$4,3\times10^{3}$	62
	(5)	$2,5\times10^{3}$	$7\ \times10^{2}$	$7\ \times10^{4}$	$1,5\times10^{5}$	$3,1\times10^{5}$	55	203
	$\bar{x}$	$10,3\times10^{3}$	$2,6\times10^{5}$	$2,5\times10^{4}$	$5,5\times10^{6}$	$2,7\times10^{7}$	$1,2\times10^{4}$	$7,7\times10^{2}$
6—20	(1)	$1,2\times10^{3}$	$1,2\times10^{5}$	25	$5,6\times10^{6}$	$3,1\times10^{6}$	$1,2\times10^{5}$	$5,6\times10^{2}$
	(2)	$5,2\times10^{3}$	$5,8\times10^{5}$	$1,8\times10^{4}$	$1,9\times10^{7}$	$1,2\times10^{7}$	$1\ \times10^{4}$	$4,5\times10^{2}$
	(3)	$1,2\times10^{4}$	$1,25\times10^{5}$	$1,2\times10^{4}$	$9,7\times10^{6}$	$1,2\times10^{6}$	$4,5\times10^{3}$	170
	(4)	$1,8\times10^{2}$	$5,5\times10^{4}$	$1,2\times10^{4}$	$3\ \times10^{6}$	$3\ \times10^{7}$	$3\ \times10^{3}$	$1,6\times10^{3}$
	(5)	$1,2\times10^{3}$	58	$5,8\times10^{4}$	$3,2\times10^{2}$	$2,6\times10^{5}$	32	45
	$\bar{x}$	$4\ \times10^{3}$	$1,76\times10^{5}$	$2\ \times10^{4}$	$7,5\times10^{6}$	$9,3\times10^{6}$	$2,7\times10^{4}$	$5,6\times10^{2}$

20—40	(1)	$8,9 \times 10^2$	3×10^3	53	$5,3 \times 10^5$	3×10^6	$9,5 \times 10^2$	6
	(2)	$1,8 \times 10^3$	$9,3 \times 10^4$	$5,6 \times 10^2$	$1,2 \times 10^6$	$1,2 \times 10^7$	$3,1 \times 10^3$	6
	(3)	$5,2 \times 10^2$	$1,25 \times 10^3$	$1,5 \times 10^5$	$1,9 \times 10^6$	$2,6 \times 10^4$	$4,5 \times 10^3$	10
	(4)	$1,85 \times 10^2$	$1,2 \times 10^3$	$1,2 \times 10^4$	$1,2 \times 10^5$	$1,2 \times 10^6$	432	308
	(5)	30	3×10^2	3×10^4	$5,3 \times 10^2$	3×10^5	30	30
	$\bar{x}$	$6,8 \times 10^2$	2×10^4	$3,8 \times 10^4$	$7,5 \times 10^5$	$3,3 \times 10^6$	$1,8 \times 10^3$	112
40—60	(1)	88	$5,3 \times 10^2$	53	$5,3 \times 10^5$	$2,9 \times 10^5$	$5,9 \times 10^2$	152
	(2)	$1,4 \times 10^3$	$1,2 \times 10^4$	$5,5 \times 10^2$	$1,1 \times 10^4$	$1,4 \times 10^5$	$6,2 \times 10^2$	98
	(3)	$9,6 \times 10^2$	$3,2 \times 10^3$	$3,2 \times 10^5$	$9,6 \times 10^5$	$5,8 \times 10^4$	9×10^2	64
	(4)	31	$1,2 \times 10^4$	$1,9 \times 10^3$	$1,2 \times 10^5$	$3,1 \times 10^6$	437	312
	(5)	14	$3,2 \times 10^2$	—	$8,2 \times 10^2$	$1,2 \times 10^4$	63	0
	$\bar{x}$	5×10^2	$5,5 \times 10^3$	$6,4 \times 10^4$	$3,2 \times 10^5$	$7,2 \times 10^5$	$5,2 \times 10^2$	95
60—100	(1)	5	3×10^2	$1,1 \times 10^3$	3×10^5	3×10^4	3×10^2	95
	(2)	$5,7 \times 10$	$1,5 \times 10^3$	$5,7 \times 10^2$	$2,5 \times 10^3$	$3,2 \times 10^6$	$6,3 \times 10^2$	63
	(3)	$9,5 \times 10^2$	$1,2 \times 10^3$	$3,1 \times 10^4$	$9,5 \times 10^4$	$2,5 \times 10^5$	6×10^2	63
	(4)	11	$1,2 \times 10^4$	$2,5 \times 10^2$	$1,2 \times 10^5$	$3,1 \times 10^5$	—	—
	(5)	30	19	—	$1,9 \times 10^2$	$1,2 \times 10^3$	0	0
	$\bar{x}$	$2,1 \times 10^2$	3×10^3	$6,6 \times 10^3$	$4,3 \times 10^5$	$7,6 \times 10^5$	$3,8 \times 10^2$	55

(1) Novembre 1973, (2) Janvier 1974, (3) Mars 1974, (4) Mai 1974, (5) Juin 1974, $\bar{x}$ moyenne.

3. Résultats

3.1. Variation verticale; importance des turricules

L'étude de la variation verticale des bactéries du cycle du carbone, des germes dénitrifiants et nitrifiants a été entreprise afin de donner une image de la répartition des microorganismes dans le «sol-témoin» et dans la strate constituée par les déjections de vers (= turricules).

Les résultats expérimentaux sont présentés comme suit:

— un tableau général (tableau 3) donnant pour chaque strate, pour les différentes fonctions étudiées et aux différentes dates, les nombres de germes par gramme de sol sec, ainsi que les moyennes calculées à partir des différentes valeurs enregistrées aux différentes dates.

— un tableau récapitulatif des activités enzymatiques évaluées (tableau 4).

— les graphiques des valeurs moyennes de distribution verticale des différents groupes physiologiques (fig. 2).

— l'activité saccharasique en fonction de la profondeur (graphique, fig. 3).

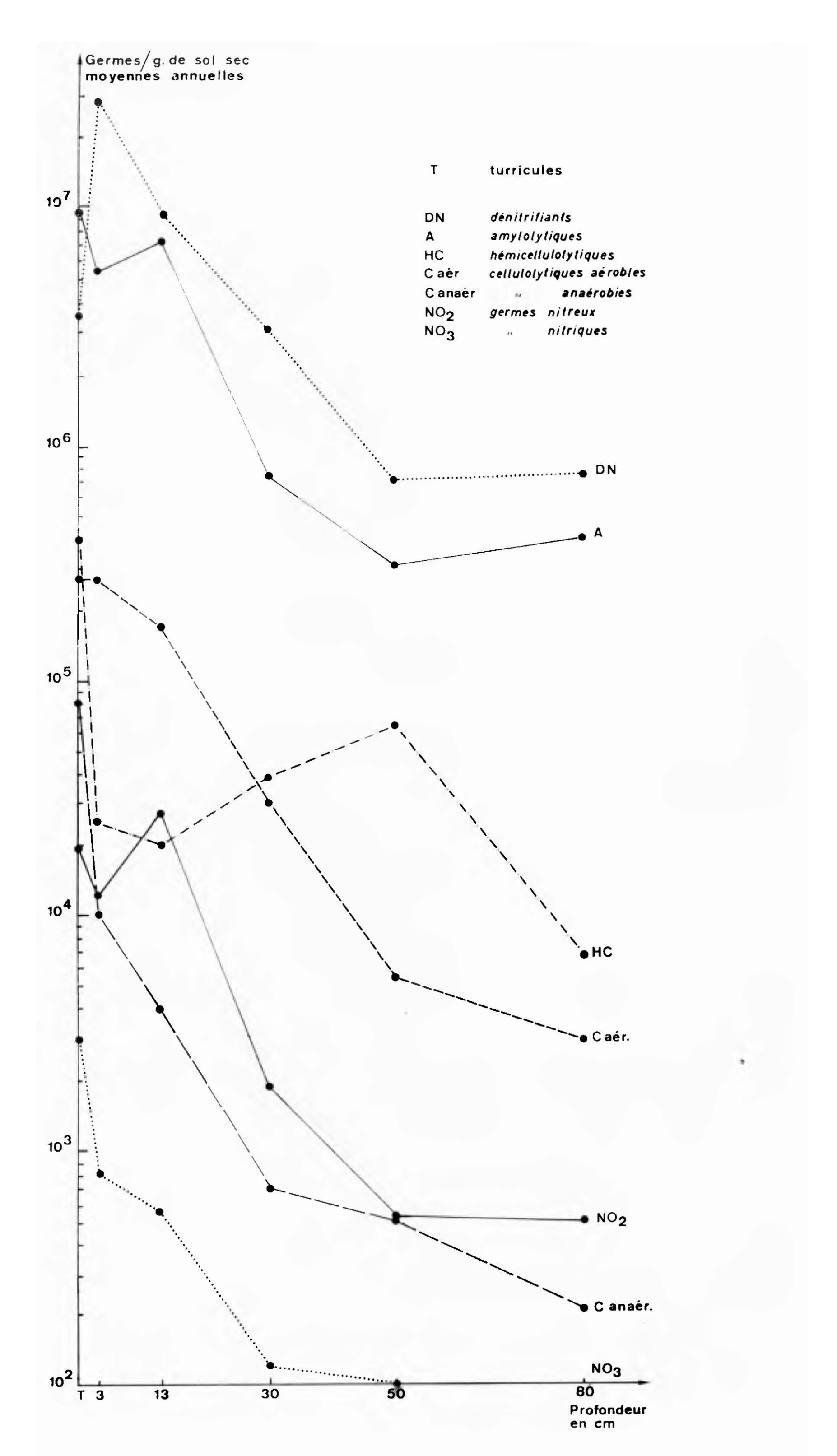
— un tableau synthétique donnant les valeurs du rapport pondéral $\frac{\text{turricules}}{\text{sol 0—100}}$ à chaque date de prélèvement, pour chaque fonction et pour chaque strate (tableau 5).

Tableau 4. Activité enzymatique: variation en profondeur et importance des turricules. Résultats en mg de sucres réducteurs par gramme de sol sec, pour 24 heures

Horizons		Activité saccharasique	C ‰	Indice d'activité saccharasique	Activité amylolytique	Activité cellulolytique
Tur	(3)	7,2			—	
	(4)	18,7			0,49	
	(5)	44,5	*24,0*	7097	1,00	
0—6	(3)	11,2			—	PAS d'activité enzymatique appréciable
	(4)	13,2			0,48	
	(5)	38,6	*14,1*	10554	1,14	
6—20	(3)	5,2			—	
	(4)	6,4			0,29	
	(5)	11,6	*8,6*	4933	0,40	
20—40	(3)	3,4			—	
	(4)	4,8			0,29	
	(5)	4,7	*4,8*	3598	0,40	
40—60	(3)	1,6			—	
	(4)	2,1			0,24	
	(5)	4,8	*2,2*	8352	0,30	
60—100	(3)	0,8			—	
	(4)	1,4			0,24	
	(5)	6,9	*1,6*	16508	nul	

3) Mars 1974; (4) Mai 1974, (5) Juin 1974.

Fig. 2. Variation en profondeur des populations microbiennes dans un profil de prairie (Cîteaux). Comparaison avec les turricules de lombriciens. Les profondeurs portées sur le graphique sont les valeurs moyennes.


Germes/g. de sol sec
moyennes annuelles
T turricules
DN dénitrifiants
A amylolytiques
HC hémicellulolytiques
C aér cellulolytiques aérobies
C anaér " anaérobies
NO2 germes nitreux
NO3 " nitriques
DN
A
HC
C aér.
NO2
C anaér.
NO3
10^7
10^6
10^5
10^4
10^3
10^2
T 3 13 30 50 80
Profondeur en cm

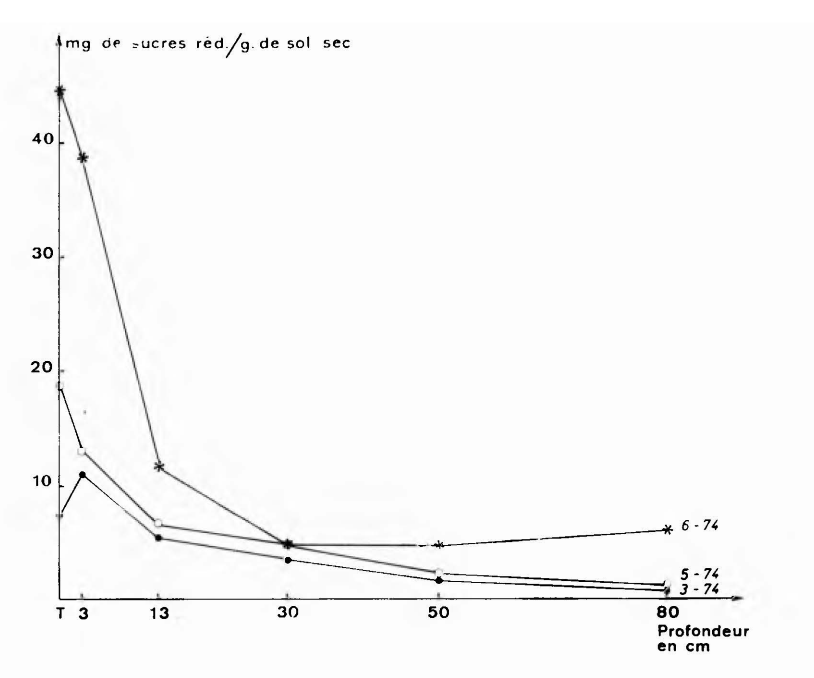


Fig. 3. Variation en profondeur de l'activité saccharolytique dans un profil de prairie (Cîteaux). Comparaison avec les turricules de lombriciens.

Ce rapport est l'expression qui a été retenue pour traduire l'importance des turricules sur le plan microbiologique. En effet, ces déjections étant constituées à partir d'éléments d'origine variée — sol de toutes les strates et litière — dans des proportions dépendant de choix alimentaires inconnus (en cours d'étude), c'est à l'ensemble du profil travaillé par les vers (0 à 100) que seront comparés les peuplements des turricules. Pour un groupe physiologique donné, le peuplement moyen global du sol 0—100 a donc été calculé à partir des microorganismes dénombrés dans chaque strate, les différentes valeurs étant pondérées en fonction de l'importance relative des strates du sol. Il est bien certain que ce rapport est conventionnel, en l'absence d'une connaissance de l'origine des substrats constitutifs des ingestats de lombriciens. Comme pour l'ensemble du profil, les turricules sont considérés comme un horizon constitué d'éléments ayant été déposés à des dates variées. L'évolution individuelle des turricules après leur rejet est un phénomène dynamique qui doit faire l'objet d'une étude particulière.

Tableau 5. Importance microbiologique des turricules de Lombriciens mesurée par l'étude du rapport pondéral entre les populations bactériennes de ces turricules et celles du sol du profil considéré dans son ensemble (sol 0—100)

	Tur/S. 0 à 100					Rapport Tur/S. M. Valeur globale «annuelle»
	I	II	III	IV	V	
Fonctions						
Cellulolyse aérobie	95,8	92,3	4,3	2,1	11,8	56,2
Cellulolyse anaérobie	3,4	1,4	3,5	8	3,8	5,6
Hémicellulolyse	5,1	0,8	10,9	33,3	8,3	11,3
Amylolyse	8,2	8,7	3,0	5,4	24,5	6,7
Dénitrification	1,2	0,2	4,1	2,3	2,6	0,8
Germes nitreux	3,7	1,8	2,2	7,6	14,8	3,5
Germes nitriques	3,7	14,1	13,6	0,9	3,1	14,0

(I) Novembre 1973, (II) Janvier 1974, (III) Mars 1974, (IV) Mai 1974, (V) Juin 1974.

Tableau 6. Cycle de l'azote: dénombrement des bactéries du cycle de l'azote en rapport avec leur position spatiale dans les strates, la drilosphère et le «sol-témoin»

Dates	Strate en cm	Moyenne de la strate	*Azotobacter* sp.		Fixateurs aérobies totaux		Fixateurs anaérobies		Dénitrifiants	
			D	S	D	S	D	S	D	S
1	6—20	13	$5,5 \times 10^2$	$4,7 \times 10$	$5,5 \times 10^4$	$1,9 \times 10^3$	$5,5 \times 10^3$	3×10^3	$3,7 \times 10^5$	$2,4 \times 10^4$
2			$9,7 \times 10^2$	$2,6 \times 10^2$	$5,8 \times 10^4$	$2,6 \times 10^3$	$3,2 \times 10^4$	$3,2 \times 10^4$	$1,9 \times 10^6$	$3,2 \times 10^5$
1	20—40	30	$5,6 \times 10^2$	$2,9 \times 10$	$3,1 \times 10^4$	3×10^2	$5,6 \times 10^3$	$8,9 \times 10^2$	$3,8 \ 10^5$	$1,9 \times 10^4$
2			$1,2 \times 10^3$	$2,5 \times 10$	$1,9 \times 10^4$	$1,4 \times 10^2$	$3,1 \times 10^5$	$1,2 \times 10^4$	$3,1 \times 10^6$	$1,2 \times 10^5$
1	40—60	50	—	—	—	—	—	$1,1 \times 10^2$	—	$3,5 \times 10^3$
2			$1,9 \times 10^2$	5	$1,9 \times 10^3$	$5,6 \times 10$	$3,1 \times 10^4$	$1,9 \times 10^3$	$8,1 \times 10^5$	$3,7 \times 10^4$
1	60—100	80	—	—	—	—	—	$2,9 \times 10$	—	$2,3 \times 10^3$
2			$1,9 \times 10^2$	11	$3,7 \times 10^2$	$1,9 \times 10$	$9,3 \times 10^3$	$1,2 \times 10^3$	$9,3 \times 10^4$	$5,6 \times 10^3$
			Protéolyse		Ammonifiants		Germes nitreux		Germes nitriques	
			D	S	D	S	D	S	D	S
1	6—20	13	$7,9 \times 10^5$	$8,9 \times 10^4$	$3,1 \times 10^7$	$5,4 \times 10^6$	—	—	—	—
			$1,2 \times 10^7$	$1,5 \times 10^6$	$1,2 \times 10^7$	$1,9 \times 10^6$	$3,3 \times 10^2$	$3,2 \times 10^2$	$3,3 \times 10^3$	$3,2 \times 10^3$
1	20—40	30	$3,1 \times 10^5$	$1,1 \times 10^4$	$5,6 \times 10^7$	$1,1 \times 10^6$	—	—	—	—
2			$3,8 \times 10^6$	$1,2 \times 10^5$	$3,1 \times 10^7$	$1,2 \times 10^6$	$1,2 \times 10^3$	$3,1 \times 10^2$	$3,1 \ 10^3$	$1,2 \times 10^3$
1	40—60	50	—	—	—	—	—	—	—	—
2			$1,2 \times 10^6$	$5,6 \times 10^4$	$5,6 \times 10^6$	$3,1 \times 10^5$	$5,6 \times 10$	$3,1 \times 10$	$1,2 \times 10^3$	$5,6 \times 10^2$
1	60—100	80	—	—	—	—	—	—	—	—
2			$2,5 \times 10^5$	$3,1 \times 10^4$	$5,6 \times 10^5$	$1,2 \times 10^5$	$3,1 \times 10$	$3,1 \times 10$	$1,9 \times 10^2$	$1,9 \times 10^2$

(1) Novembre 1973, (2) Janvier 1974.

Tableau 7. Cycle du Carbone: Dénombrement, en nombre de germes/g de sol sec des bactéries du cycle du carbone en rapport avec leur position spatiale dans les strates, la drilosphère (D) et le sol-témoin (S)

Date	Strate en cm	Moyenne de la strate	Cellulolyse aérobie		Cellulolyse anaérobie		Hémicellulolyse		Amylolyse	
			D	S	D	S	D	S	D	S
1	6—20	13	$1{,}2\times10^4$	$1{,}2\times10^3$	$1{,}5\times10^5$	$1{,}2\times10^5$	$5{,}7\times10^2$	25	$1{,}2\times10^7$	$5{,}6\times10^6$
2			2×10^4	$5{,}2\times10^3$	2×10^5	$5{,}8\times10^5$	6×10^3	$1{,}8\times10^4$	2×10^7	$1{,}9\times10^7$
1	20—40	30	$5{,}4\times10^2$	$8{,}9\times10$	$1{,}8\times10^4$	3×10^3	$5{,}3\times10$	$5{,}3\times10$	$1{,}1\times10^6$	$5{,}3\times10^5$
2			$1{,}2\times10^4$	$1{,}8\times10^3$	$1{,}2\times10^5$	$9{,}3\times10^4$	$3{,}1\times10^2$	$5{,}6\times10$	$1{,}2\times10^6$	$1{,}2\times10^6$
1	40—60	50	—	88	—	$4{,}5\times10^2$	—	$5{,}3\times10$	—	$5{,}3\times10^5$
2			$2{,}5\times10^3$	$1{,}4\times10^3$	$1{,}4\times10^4$	$1{,}2\times10^4$	$1{,}9\times10^3$	$5{,}5\times10^2$	$1{,}2\times10^5$	$1{,}1\times10^4$
1	60—100	80	—	5	—	3×10^2		$1{,}1\times10^3$	—	3×10^5
2			—	87	—	$1{,}4\times10^3$		$5{,}7\times10^2$	—	$2{,}5\times10^3$

(1) Novembre 1973, (2) Janvier 1974.

Interprétation:

Les tableaux 3 et 4, ainsi que la fig. 2, font nettement apparaître les faits suivants: d'une manière générale, il y a décroissance du nombre de germes en fonction de la profondeur, pour toutes les fonctions, dans le sol pris au sens strict. Les principales différences s'observent au niveau des turricules. Celles-ci souffrent de variations importantes dues probablement aux conditions climatiques instantanées et à l'évolution saisonnière de la dynamique de formation-destruction des turricules. On note néanmoins, par rapport au sol, que l'horizon «turricule» présente une flore riche en cellulolytiques aérobies, hémicellulolytiques et, plus modérément, en amylolytiques, et une flore pauvre en germes dénitrifiants. Ces résultats sont confirmés par le rapport pondéral $\frac{\text{turricules}}{\text{sol } 0-100}$ (tableau 5).

Une remarque s'impose dans l'analyse de ce tableau: l'opposition dans l'évolution des bactéries nitreuses et nitriques. Il y aura lieu de vérifier ce résultat.

On note dans ces tableaux que, d'une facion générale, il y a augmentation du nombre de germes, particulièrement des formes aérobies, ce qui est en relation avec la position aérienne des turricules, eux-mêmes constitués d'un mélange riche formé lors du transit intestinal des lombriciens. Le brassage mécanique de la microflore, du sol et des substrats alimentaires et diverses modifications biochimiques intervenant dans ce transit intestinal créent des conditions favorables à ces évolutions. Ces phénomènes conjugués aboutissent à «d'apparition d'une substance plus fermentescible que le sol» (MARGULIS 1963). Les résultats ainsi obtenus dans la prairie de Cîteaux peuvent être comparés à ceux observés dans la prairie du Pin du Haras (Orne) par LOQUET (1973, 1974) qui constate dans les turricules d'importants peuplements d'amylolytiques, de cellulolytiques et d'hémicellulolytiques et une flore pauvre en dénitrifiants.

L'augmentation des microorganismes du cycle du carbone, souligant l'importance des lombriciens dans l'accélération de la minéralisation des substrats organiques, peut être mise en parallèle avec l'accroissement de l'activité saccharasique dans les turricules: on note d' après les premiers résultats une variation temporelle de cette activité qui fera l'objet d'une étude ultérieure. L'interprétation des coefficients d'activité biologique pose ici un problème en raison de la variation importante des teneurs en carbone des différents horizons et aussi du fait qu'apparaissent dans ce rapport d'une part une activité enzymatique agissant sur un substrat précis et d'autre part une expression globale d'un ensemble de substances carbonée variées.

3.2. Effet drilosphérique

La vie microbienne autour des galeries de lombriciens, ou drilosphère, est influencée par divers facteurs résultant de l'activité de ces animaux.

Les dénombrements de la microflore drilosphérique ont porté sur les microorganismes des cycles de l'azote (BHATNAGAR 1975) et du carbone. Les résultats sont exprimés en nombre de germes par gramme de sol sec (tableaux 6 et 7) et par le rapport $\frac{\text{drilosphère}}{\text{sol non drilosphérique}} = \frac{D}{S}$ exprimé soit en grammes de sol pour gramme de sol *(Rdp)*, soit en rapportant chacune des fractions à son importance relative au champ *(Rdc)* qui est encore exprimée en pourcentage du peuplement de la drilosphère par rapport au peuplement global ($D + S$) au champ (pourcentage drilosphérique au champ: % *dc*) (tableau 8).

Densité des germes dans l'ensemble du profil [La comparaison du nombre de bactéries distribuées dans la drilosphère et le sol-témoin donne les valeurs suivantes pour le rapport drilosphérique au champ total (17 janvier 74)]:

Azotobacter	0,33	Germes ammonifiants	0,18
Fixateurs d'azote aérobies	0,75	Germes protéolitiques	0,22
Fixateurs d'azote anaérobies	0,16	Cellulolytiques aérobies	0,14
Germes dénitrifiants	0,20	Cellulolytiques anaérobies	0,09
Germes nitreux	0,02	Hémicellulolytiques	0,02
Germes nitriques	0,02		

Ces résultats montrent que les groupes fonctionnels sont stimulés par l'activité des vers de terre dans différentes proportions. Il apparaît ici nettement que les lombriciens, en augmentant la macroporosité du sol, favorisent d'une façon très nette les fixateurs d'azote aérobies.

Tableau 8. Rapports drilosphériques pondéraux et au champ, pourcentages drilosphériques au champ, pour les différentes fonctions étudiées en relation avec leur position spatiale et les dates de prélèvement

Strates		6—20		20—40		40—60		60—100	
Dates		(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)
Cellulolytiques aérobies	A	10,00	3,80	6,10	6,70	—	1,80	—	—
	B	0,18	0,07	0,13	0,14	—	0,02	—	—
	C	15,50	6,30	11,60	12,60	—	1,80	—	—
Cellulolytiques anaérobies	A	1,30	0,31	6,00	1,30	—	1,20	—	—
	B	0,02	0,01	0,13	0,03	—	0,01	—	—
	C	2,20	0,62	11,50	2,70	—	1,15	—	—
Hémicellulolytiques	A	22,80	0,33	1,00	0,55	—	3,45	—	—
	B	0,41	0,01	0,02	0,01	—	0,04	—	—
	C	30,00	0,60	2,00	1,00	—	3,60	—	—
Amylolytiques	A	2,10	1,00	2,10	1,00	—	1,10	—	—
	B	0,04	0,02	0,04	0,02	—	1,08	—	—
	C	3,70	1,90	4,30	2,10	—	53,80	—	—
Fixateurs aérobies	A	11,70	3,70	19,30	48,00	—	38,00	—	17,30
Azotobacter sp.	B	0,21	0,07	0,40	1,01	—	0,38	—	0,07
	C	17,50	6,40	29,50	51,00	—	29,10	—	5,90
Fixateurs aérobies totaux	A	28,90	22,30	103,30	135,70	—	33,90	—	19,50
	B	0,52	0,40	2,17	2,85	—	0,34	—	0,08
	C	34,50	28,80	69,10	74,60	—	26,80	—	7,40
Fixateurs anaérobies	A	1,80	1,00	6,30	25,80	—	16,30	—	7,80
	B	0,03	0,02	0,13	0,54	—	0,16	—	0,03
	C	3,20	1,80	12,00	36,00	—	15,00	—	2,70
Protéolytiques	A	8,90	8,00	28,20	31,70	—	21,40	—	8,10
	B	0,16	0,14	0,60	0,66	—	0,21	—	0,03
	C	13,90	12,70	37,90	40,70	—	18,80	—	2,80
Ammonifiants	A	5,74	6,32	50,90	25,80	—	18,10	—	4,70
	B	0,10	0,11	1,07	0,54	—	0,18	—	0,02
	C	9,50	10,30	52,10	35,90	—	16,30	—	1,70
Germes nitreux	A	—	1,00	—	3,90	—	1,80	—	1,00
	B	—	0,02	—	0,08	—	0,02	—	0,00
	C	—	1,80	—	7,70	—	1,90	—	0,36
Germes nitriques	A	—	1,00	—	2,60	—	2,10	—	1,00
	B	—	0,02	—	0,06	—	0,02	—	0,00
	C	—	1,80	—	5,30	—	2,20	—	0,36
Dénitrifiants	A	15,40	5,90	20,00	25,80	—	21,90	—	16,60
	B	0,28	0,11	0,42	0,54	—	0,22	—	0,07
	C	21,90	9,70	30,20	35,90	—	19,10	—	5,66

(1) Novembre 1973; (2) Janvier 1974; (A) *Rdp*; (B) *Rdc*; (C) % des populations contenues dans la drilosphère par rapport aux populations globales calculés strate par strate.

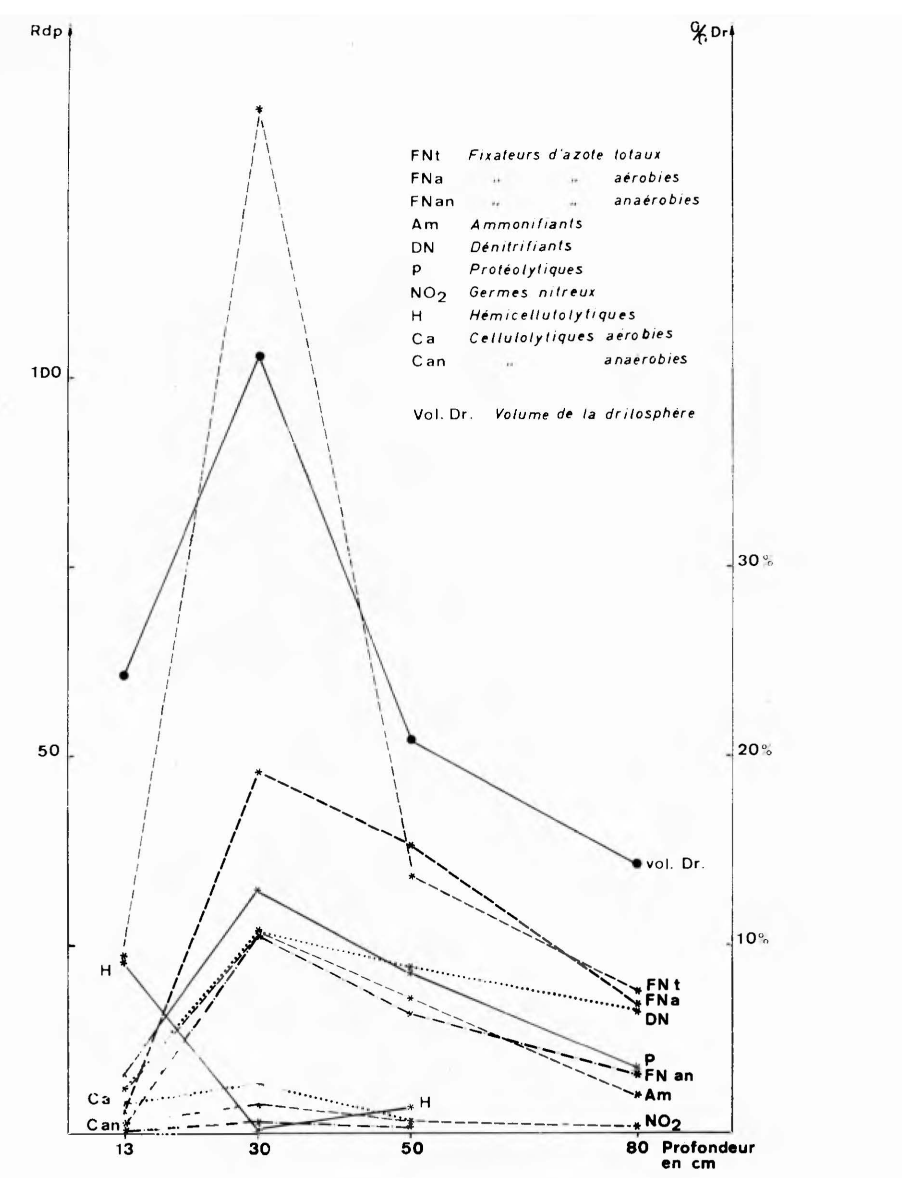


Fig. 4. Variation du rapport drilosphérique pondéral des différents groupements physiologiques étudiés et de la répartition en volume de la drilosphère en fonction de la profondeur (prairie de Cîteaux).

3.3. Localication des germes en fonction des strates

Les résultats obtenus dans le sol-témoin (tableaux 6 et 7; fig. 2) indiquent généralement que le nombre des bactéries décroît fortement lorsque la profondeur augmente. La figure 4, représentant la variation du rapport drilosphérique pondéral pour les différentes fonctions étudiées et dans les quatre strates, montre que la décroissance générale en fonction de la profondeur existant dans le sol-témoin ne se reproduit pas dans la drilosphère avec la même intensité. On note pour la strate 20—40 cm une augmentation du rapport Rdp pour presque toutes les fonctions. Ce fait est particulièrement net pour les fonctions du cycle de l'azote suivantes: fixateurs d'azote totaux, *Azotobacter*, protéolytiques, fixateurs d'azote anaérobies, dénitrifiants, ammonifiants. Pour les cellulolytiques aérobie et anaérobie on remarque aussi une légère augmentation du rapport *Rdp*.

Ce phénomène s'accompagnant d'une augmentation de proportion des galeries de cet horizon par rapport aux autres, la drilosphère jouerait un rôle biologique particulièrement important pour le système racinaire en permettant son installation dans un réseau profond à haute activité biologique. Cette observation recouperait celle de VAN RHEE (1971, 1977, sous presse) qui note un développement racinaire important lié à l'activité des lombriciens.

Les valeurs plus faibles des rapports *Rdp* et *Rdc* dans la strate 6—20 cm s'expliquent peut-être par un effet climatique, les prélèvements ayant été effectués en hiver, ainsi que par la richesse en germes du sol-témoin. D'après les premiers résultats exposés ici, il ne semble pas exister d'effet drilosphérique net sur les germes nitrifiants et, dans une certaine mesure, il y a une décroissance des rapports *Rdp* et *Rdc* pour les hémicellulolytiques (tableau 8). L'évolution de ce dernier groupe fonctionnel dans la drilosphère par rapport au sol-témoin est opposée à celle observée dans les turricules. L'observation faite sur le terrain à Cîteaux de l'absence de turricules tapissant les parois des galeries, contrairement aux observations faites pour les terriers de *Lumbricus terrestris* L. [= *L. herculeus* SAV.; GRAFF 1967], se trouverait ainsi confirmée par la faible représentation des hémicellulolytiques et cellulolytiques.

4. Conclusions

Ce travail préliminaire a mis en évidence certains aspects de l'influence des lombriciens dans les cycles de l'azote et du carbone, au niveau des turricules d'une part et des galeries d'autre part.

L'évaluation numérique des germes des différents groupements fonctionnels dans les turricules fait apparaître une richesse marquée en hémicellulolytiques et cellulolytiques aérobies, moins nette pour les amylolytiques et cellulolytiques anaérobies et une pauvreté relative en dénitrifiants. Parallèlement à ces observations, l'étude enzymatique montre une activité saccharolytique plus importante dans les déjections. Ceci peut s'expliquer par l'action des lombriciens créant un milieu enrichi (= les turricules) en condition aérobie.

Pour la première fois l'étude morphologique d'un profil pédologique, distinguant les galeries de vers de terre et les turricules, a été associée à une étude microbiologique. L'échantillonnage fait à l'échelle des pédozoostructures a permis de mettre en évidence que les peuplements microbiens ont une distribution hétérogène liée spatialement aux terriers de lombriciens. La densité de germes est souvent plus élevée dans la drilosphère que dans le sol-témoin: ce fait est particulièrement net pour les fixateurs d'azote aérobies. Apparement les hémicellulolytiques sont peu représentés. Ce système évolue dans le temps sous l'influence de variations saisonnières (climatiques, nutritionnelles, etc. . .), mais aussi du fait du renouvellement continu des galeries et des turricules de lombriciens. Le sol-témoin est largement une résultante du système de galeries et des déjections antérieures, de sorte que les comparaisons présentées ici sont celles de différents compartiments échangeant leur substrat et sa microflore. La modélisation des ces transferts mécaniques est en cours (BOUCHÉ et KRETZSCHMAR, en préparation).

Les peuplements microbiens associés aux structures pédo-lombriciennes (turricules-galeries) marquent donc des différences sensibles en richesse et proportions des différents groupes fonctionnels et illustrent que, sous l'activité lombricienne, il y a extension en profondeur de l'activité biologique du sol, phénomène très important pour la croissance et le fonctionnement racinaire.

Enfin, sur le plan technique, nous avons montré qu'il était possible d'étudier à partir d'une situation écologiquement objective (i.e. non artificielle) des relations pédofaune-microorganismes. Dans une mise au point sur ces techniques, MAC FADYEN (1968) souhaite des études à l'échelle des peuplements microbiens mais curieusement n'envisage pas la possibilité d'études directes. Celles-ci, exigeant l'étude simultanée des animaux, de la microflore et des pédo-zoostructures, sont cependant réalisables.

5. Remerciements

Certaines données numériques de ce travail ont été acquises par A. KRETZSCHMAR (galeries, drilosphère). Nous avons bénéficié de l'aide technique de C. DEMUYTER, J. BERENGUER et M. BEUGNOT. Nous remercions ces collaborateurs pour leur contribution.

6. Résumé · Summary · Zusammenfassung

Dans le cadre d'une étude intégrée des fonctions écologiques des lombriciens d'une prairie, les recherches portent simultanément sur le peuplement lombricien, les pédostructures et peuplements microbiens induits par ces animaux. Pour étudier l'évolution des peuplements microbiens, trois fractions de sol ont été distinguées: les turricules, les pourtours de galeries (= drilosphère) et le sol «non perturbé». Ces fractions ont elles-mêmes été prélevées à différentes profondeurs et dates. L'étude coordonnée des galeries, turricules et microflore a permis d'estimer in situ les peuplements et a mis en évidence le rôle de la drilosphère dans l'extension en profondeur de la vie endogée: elle est simultanément particulièrement développée et riche dans l'horizon — 20 à — 40 cm.

Les peuplements microbiens jouant un rôle dans les cycles du carbone et de l'azote ont été dénombrés conjointement avec des analyses enzymologiques dont les résultats sont présentés. Ces résultats montrent particulièrement une concentration de la microflore dans les turricules et la drilosphère. Cette concentration varie en fonction des groupes physiologiques: elle est nette dans les turricules pour les cellulolytiques aérobies et les hémicellulolytiques et dans la drilosphère pour les fixateurs d'azote aérobies dont 42% y sont observés.

Estimation of the ecological influence of earthworms on microorganisms

In the framework of an integrated study of the ecological functions of the earthworms in a meadow studies were carried out, simultaneously, on the earthworm population, the soil structure and the microbial populations induced by these animals. In order to study the development of microbial populations, three soil fractions were considered: casts, burrow walls (= drilosphere) and "undisturbed" soil. These fractions were taken at different depths and times. The simultaneous study of burrows, casts and microflora enabled an estimate populations in situ and reveal the role of the drilosphere in the extension of soil life in depth: the latter is especially developed and rich in the — 20 to — 40 cm horizon.

The microbial populations playing a role in the carbon and nitrogen cycles were counted together with enzymological analyses, the results of which are presented and show especially a concentration of the microflora in casts and drilosphere. This concentration varies with the physiological groups: it is clear that in the casts, aerobian cellulolytic organisms and hemicellulytic organisms predominate, and in the drilosphere the aerobic nitrogen-fixing bacteria predominate, 42% of which can be observed there.

Versuch zur Einschätzung des ökologischen Einflusses der Regenwürmer auf Mikroorganismen

Im Rahmen einer integrierten Studie der ökologischen Funktion der Regenwürmer einer Wiese wurden zugleich die Regenwurmpopulation, die Bodenstrukturen und die von diesen Tieren induzierten Mikrobenpopulationen untersucht. Um die Entwicklung der Mikrobenpopulationen zu studieren, wurden folgende drei Bodenfraktionen unterschieden: die Regenwurmlosung, die Wandungen der Gänge (= Drilosphäre) und der ,,nicht umgewühlte" Boden. Diese Fraktionen wurden in verschiedenen Tiefen und Zeitpunkten entnommen. Die gleichzeitige Untersuchung der Gänge, Regenwurmlosung und Mikroflora erlaubte die in situ Einschätzung der Populationen und den Nachweis der Rolle der Drilosphäre hinsichtlich der Tiefenausdehnung des Bodenlebens; das Bodenleben ist simultan 20—40 cm u. Fl. besonders aktiv und reich.

Die Mikrobenpopulationen, die im Kohlenstoff- und Stickstoffkreislauf eine Rolle spielen, wurden gleichzeitig durch enzymologische Analysen charakterisiert. Diese Ergebnisse weisen insbesondere auf eine Konzentration der Mikroflora in der Regenwurmlosung und der in Drilosphäre hin. Die Konzentration variiert nach der Funktion der physiologischen Gruppen; diese Differenzierung zeigt sich deutlich in der Regenwurmlosung an der Konzentration der aeroben zellulolytischen und die hemizellulolytischen Mikroorganismen und in der Drilosphäre an der Konzentration der aeroben stickstoffbindenden Bakterien, die hier einen Anteil bis zu 42% der Mikroflora erreichen.

7. Références bibliographiques

Atlavinytė, O., et A. Lugauskas, 1971. The effect of Lumbricidae on soil microorganisms. C. R. IVème Coll. Int. Zool. Sol, Dijon, éd. I. N. R. A., Paris, 71-7, 73—80.

— J. Daciulytė et A. Lugauskas, 1971. Corrélations entre le nombre de vers de terre, les microorganismes et la vitamine B_{12} dans un sol fertilisé à la paille. Liet. T. S. R. Mokslu, akad. darbai, ser. C, **3** (56), 43—56.

Balandreau, J., et G. Villemin, 1973. Application du test de réduction de l'acétylène à la numération des microorganismes telluriques fixateurs libres d'azote. Bull. Int. Biol. Sol. **17**, 14—15.

Bassalik, K., 1913. Über Silikatzersetzung durch Bodenbakterien. I. Über die Tätigkeit der Regen-) würmer in Beziehung zu den Bodenbakterien. Z. f. Gärungsphysiologie **2**, 1—32.

BAUZON, D., 1969. Méthodes de mesure de l'activité respiratoire et de l'activité enzymatique dans les sols. Document n° 8, C. N. R. A., Centre de Pédologie Biologique, Nancy.
— R. VAN DEN DRIESSCHE et Y. DOMMERGUES, 1968. Caractérisation respirométrique et enzymatique des horizons de surface des sols forestiers. Sc. sol. **2**, 55—78.
— — — 1969. L'effet litière. I. «Influence» in situ des litières forestières sur quelques caractéristiques biologiques des sols. Oecol. Plant. IV, 99—122.
BHATNAGAR, T., 1975. Lombriciens et humification: un aspect nouveau de l'incorporation microbienne d'azote induite par les vers de terre. In: KILBERTUS et al., Humification et biodégradation, éd. Pierron, Sarreguemines, France, 169—182.
BOUCHÉ, M. B., 1972. Lombriciens de France. Ecologie et systématique. Ed. I. N. R. A. Ann. zool. écol. anim., n° spécial 72-2, 1—671.
— 1975a. Action de la faune sur les états de la matière organique dans les écosystèmes. In: KILBERTITUS et al. (Eds.): «Humification et biodégradation», éd. Pierron, Sarreguemines, France, 157—168.
— 1975b. Fonctions des lombriciens. III. Premières estimations quantitatives des stations françaises du P. B. I. Rev. écol. biol. sol **12**, 1, 25—44.
BOUCHÉ, M. B., 1975c. Fonctions des lombriciens. IV. Corrections et utilisations des distorsions causées par les méthodes de capture. In: VANĚK, J. (Ed.): «Progress in soil zoology», C. R. Vème Coll. int. zool. sol, éd. Academia, Prague, 571—582.
— et A. KRETZSCHMAR, 1976. REAL: un modèle du Rôle Ecologique et Agronomique des Lombriciens. C. R. VIe coll. int. zool. sol, Uppsala, Juin 1976.
BRÜSEWITZ, G., 1959. Untersuchungen über den Einfluß des Regenwurms auf Zahl, Art und Leistungen von Mikroorganismen in Boden. Arch. Mikrobiol. **33**, 52—82.
COUCKE, P., 1964. Involed van de Regenwormen op de mikrobiologische Eigenschappen van de Grond. Meded. Rijksfak. Landbouwevetenshap. Gent., **29**, 1277—1285.
DAWSON, R. C., 1948. Earthworm microbiology and the formation of water stable aggregates. Proc. soil sci. soc. Amer. **12**, 512—526.
DAY, M. G., 1950. Influence of earthworms on soil microorganisms. Soil science **69**, 175—184.
DOMSCH, K. H., et H. S. BANSE, 1972. Mykologische Untersuchungen an Regenwurmexkrementen. Soil biol. biochem. **4**, 1, 31—38.
GHABBOUR, S. I., et A. Mishriky, 1967. Fungi isolated from earthworm culture. Rev. écol. biol. sol **4**, 4, 645—648.
GOUNOT, M., et M. B. BOUCHÉ, 1974. Modélisation de l'écosystème prairial. Objectifs et méthodes. Bull. écol. **5**, 4, 309—338.
GRAFF, O., 1967. Über die Verlagerung von Nährelementen in den Unterboden durch Regenwurmtätigkeit. Landwirtsch. Forsch. **22**, 116—127.
HEYMANS, R., 1923. Der Einfluß der Regenwürmer auf Beschaffenheit und Ertragsfähigkeit des Bodens. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkd. **2**, 98—129.
HUTCHINSON, S. A., et M. KAMEL, 1956. The effect of earthworms on the dispersal of soil fungi. J. soil. sci. **7**, 213—218.
JEANSON, C., 1963. Etude expérimentale de l'action de *Lumbricus herculeus* Savigny (Oligochaeta, Lumbricidae) sur la microflore totale d'un milieu artificiel. In: DOEKSEN et VAN DER DRIFT (Eds.): Soil organisms, North Holland, Amsterdam, 266—270.
KHAMBATA, S. R., et J. V. BHAT, 1957. A contribution to the study of the intestinal microflora of Indian earthworms. Arch. Microbiol. **28**, 69—80.
KOLLMANSPERGER, F., 1952. Über die Bedeutung des Regenwurmes für die Fruchtbarkeit des Bodens. Decheniana **105/106**, 165—187.
— 1956. Lumbriciden in humiden und ariden Gebieten und ihre Bedeutung für die Fruchtbarkeit des Bodens. C. R. VI. Cong. sci. sol, Paris, **3**, 293—297.
KOZLOVSKAJA, L. S., et E. N. ŽDANNIKOVA, 1961. The combined activity of earthworms and the microflora in forest soils. Dokl. Akad., Nauk S. S. S. R., **139**, 2, 470—473 [traduction anglaise: Biol. Sci. **139**, 574—576].
— und L. M. ZAGURALSKAJA, 1966. Über Beziehungen zwischen Regenwürmern und Mikroben in Westsibirien. Pedobiologia **6**, 244—257.
— 1969. Der Einfluß der Exkremente von Regenwürmern auf die Aktivierung der mikrobiellen Prozesse in Torfböden. Pedobiologia **9**, 1/2, 158—164.
— 1971. Der Einfluß der Wirbellosen auf die Tätigkeit der Mikroorganismen in Torfböden. In: C. R. IVème Coll. Int. Zool. Sol, éd. I. N. R. A., 71-7, 81—88.
KRETZSCHMAR, A., en prép. Quantification écologique des galeries de lombriciens: technique et premières estimations.
LOQUET, M., 1973. Etude de l'activité microbiologique d'une prairie permanente: Le Haras du Pin. In: Anonyme: Programme Biologique International, le Haras du Pin, éd. lab. zool., I. N. R. A., Rouen, 1973-2, 49—72.
LOQUET, M., 1974. Etude de l'activité microbiologique d'une prairie permanente: Le Haras du Pin — Comparaison avec les turricules de vers. Rev. écol. biol. sol **11**, 1, 47—65.
MACFADYEN, A., 1968. The animal habitat of soil bacteria. In: GRAY et PARKINSON (Eds.): The ecology of soil bacteria, Liverpool univ. press, 66—76.

MARGULIS, M., 1963. Pédologie générale. Gauthiers-Villars éd., Paris, 1—116.
PARLE, J. N., 1963. Microorganisms in the intestines of earthworms. J. gen. microbiol. **31**. 1—11.
— 1963a. A microbiological study of earthworms casts. J. gen. microbiol. **21**, 13—22.
POCHON, J., et P. TARDIEUX, 1962. Techniques d'analyse en microbiologie du sol. La Tourelle éd. Paris, 1—111.
PONOMAREVA, S. I., 1962. Die Bedeutung der biologischen Faktoren für die Steigerung der Fruchtbarkeit rasenpodsoliger Böden. Z. Pflanzennähr., Düng., Bodenkd. **97** (142), 3, 205—215.
RHEE, VAN J. A., 1971. The productivity of orchards in relation to earthworm activities. In: IV. Colloquium Pedobiologiae, éd. I. N. R. A., Paris, 99—107.
— 1977. A study of the effect of earthworms on orchard productivity. Pedobiologia **17**, 2, 107—114.
— sous presse. Der Einfluß von Regenwürmern auf die Produktion in Obstgärten. C. R. 2ème Col. europ. annelid. suelo, Jaca, sept. 1975.
RUSCHMAN, G., 1953. Über Antibiosen und Symbiosen von Bodenorganismen und ihre Bedeutung für Bodenfruchtbarkeit. Regenwurm-Symbiosen und Antibiosen. Z. Acker. u. Pflanzenbau **96**, 201—218.
— 1953a. Über Antibiosen und Symbiosen von Bodenorganismen und ihre Bedeutung für Bodenfruchtbarkeit. IV. Die symbiotischen und antibiotischen Regenwurm-Aktinomyzeten. Z. Acker- u. Pflanzenbau **97**, 101—114.
SCHÜTZ, W., and E. FELBER, 1956. Welche Mikroorganismen spielen im Regenwurmdarm bei der Bildung von Bodenkrümeln eine Rolle? Z. Acker- u. Pflanzenbau **101**, 471—476.
STÖCKLI, A., 1928. Studie über den Einfluß des Regenwurmes auf die Beschaffenheit des Bodens. Landw. Jb. Schweiz **42**, 1—121.
SWABY, R. J., 1950. The influence of the earthworms on soil aggregation. J. soil sci. **1**, 195—197.
WENT, J. C., 1963. Influence of earthworms on the number of bacteria in the soil. In: DOEKSEN et VAN DER DRIFT: Soil organisms, North-Holland, Amsterdam, 260—265.
ZRAŽEVSKIJ, A. J., 1957.Les lombriciens comme agents de la fertilité des sols forestiers [en russe]. Akad. Nauk Ukr. S.S.R., **272**, 228—230.

Adresses des auteurs: M. LOQUET, Laboratoire de Biologie Végétale-Ecologie, Faculté des Sciences et de Techniques de Rouen, F - 76130 Mont-Saint-Aignan; T. BHATNAGAR, Institut Universitaire de Technologie, Boulevard Lavoisier-Belle Beille, F - 49045 Angers; M. B. BOUCHÉ et J. ROUELLE, Station de Recherches sur la faune du Sol. I. N. R. A., 7, rue Sully, F - 21034 Dijon, France.